Lepturinernas blombesök och sekundära köns-karaktärer.

Av

AUG. HEINTZE.

Något som genast faller i ögonen vid studiet av blombockarna, är den stora olikhet i färg, som förefinnes mellan könen hos många arter. Vår första uppgift i denna uppsats blir att undersöka, om honornas avvikande färgteckning har någon biologisk betydelse.

Närmast till hands ligger väl att antaga, att den mera lysande färgen hos ♀♀ har till ändamål att vägleda ♂♂ och på så sätt underlätta könens sammanträffande. Iakttagelser över *Strangalia melanura* ute i naturen gåvo emellertid till resultat, att ♂ märker ♀, först när hans antenner beröra hennes kropp, och detta likgiltigt från vilken sida han närmar sig ♀. Ett par belysande exempel få räcka. På en korg av *Centaurea Scabiosa* sögo en ♂ och två ♀♀. Under krypande på blomkorgen kom en ♀ att ofrivilligt vidröra ena antennen hos hanen, som sög med huvudet djupt nedborrat i en blomma. Han avbröt ögonblickligen måltiden och kastade sig över ♀. På en blomställning av rölleka satt ett kopulerande par, medan en ensam ♂ långsamt kröp ikring. Med tillhjälp av ett fint grässtrå dirigerades ♂ försiktigt i riktning mot honans huvud. Först när hanens ena antenn stötte mot honans kropp, utlöstes parningsreflexen.

I en glasburk instängdes 5 ♂♂ och 2 ♀♀ av *S. melanura*. Inom 10 minuter hade båda ♀♀ var sin ryttare. På alla ♂♂ avklipptes därefter båda antennerna omedelbart ovan skaftet. Redan efter 5 minuter hade ♂♂ hämtat sig efter operationen, rörde sig lugnt som förut och började rätt snart slicka sockervatten och körsbärssaft, men brydde sig numera ej om ♀♀. Detta liksom följande försök räckte en vecka.

Fem ♂♂ av *S. melanura* berövades ena antennen och nedsläpptes i en glasburk till 2 ♀♀. Efter en halvtimme hade båda ♀♀ var sin ♂ på ryggen. Och rätt snart fick jag avlägsna 2 av ♂♂ för att minska den allt för ivriga konkurrensen om ♀♀.

Liknande försök med *Leptura rubra* gåvo enahanda resultat. Beträffande denna art förtjänar att omnämnas, att en kopulerande ♂, som berövades båda antennerna, därför ej avbröt parningen, men efteråt ej mera tog notis om ♀♀. En ♂ med endast halva antalet leder i behåll på båda antennerna sågs en tid efter operationen i parning.

På Omberg i Östergötland har jag iakttagit 12 par av *L. rubra* i kopulation: 1 gång på spiræa, 3 gånger öppet på granstubbar och 8 gånger under lossnande barkflak. Åtminstone i sistnämnda fallen kan honornas färg ej ha spelat någon roll vid könens sammanträffande. Om könen i mörkret under barkflaken vägleda varandra med ljudet av sin stridulationsapparat har jag ej kunnat avgöra. Försök med ♀♀ instängda i låga och med talrika små hål försedda pappaskar lämnade negativt resultat. Hos *L. rubra,* där kopulationen oftast räcker c:a 20 minuter, söker ♀ mot slutet av akten med bakbenen befria sig från ♂. Härunder låter hon mycket ofta höra ett »missnöjt» raspande ljud. Hos *S. melanura* sitta paren ofta lång tid förenade — någon gång t. o. m. natten över — men varje kopulation varar endast 1½—2 minuter. Hanarna av båda arterna röra under parningen ivrigt huvud och prothorax, varvid palper och tillhörande mundelar taktmässigt stötas mot honans ryggsköld. Något ljud från raspen kan dock ej uppfattas av ett mänskligt öra.

Flertalet blombockar vistas större delen av sitt liv på blommor och övernatta även på dessa och oftast sittande öppet utan att söka dölja sig. Skulle täckvingarnas röda färg hos ♀♀ av exempelvis *S. melanura* och *L. sanguinolenta* ha betydelse som skyddsfärg, borde ♀♀ föredraga blommor av röd färg. Så är emellertid ej fallet. Av 123 ♀♀ av *S. melanura,* som fångades i Östergötland, träffades 83 % på vita och endast 17 % på röda blommor. *L. rubra* ♀ tillbringar ofta natten och mulna dagar öppet vilande på gran- och tallstubbar och är då långt mera synlig än de enklare färgade ♂♂.

Teorien om skräck- eller varningsfärger kan ej heller tillämpas på *L. rubra.* Denna skalbagge förtäres nämligen gärna av koltrasten. I exkrementer av denna fågel på granstubbar träffas ofta kitinrester av både ♂ och ♀ av *L. rubra* blandade med fruktstenar och frön av hallon och try. Rätt ofta ses också på och kring stubbarna utsugna exemplar av *L. rubra* ♂ och ♀, och en gång iakttog jag en ♀ av *Laphria flava,* som kastat sig över en ♀ av *L. rubra.*

Mina iakttagelser giva således vid handen, att ♂♂ av *Strangalia* och *Leptura* uppsöka ♀♀ med antennernas tillhjälp, och att honornas mera lysande färger hos heterochroma arter ej ha någon som helst biologisk betydelse.

Då jag tyckt mig märka, att ♂♂ åtminstone hos de heterochroma blombockarna voro långt talrikare än ♀♀, infångades under första hälften av augusti 1924 talrika exemplar av fem arter för att konstatera, i vilka talförhållanden könen uppträda. Insamlingarna, som gjordes på blommande örter och buskar på och nedom Omberg, gåvo följande resultat:

Strangalia melanura: 26 ♂♂ 16 ♀♀; 9 ♂♂ 3 ♀♀; 57 ♂♂ 28 ♀♀; 61 ♂♂ 34 ♀♀; 24 ♂♂ 16 ♀♀; 45 ♂♂ 22 ♀♀; 15 ♂♂ 4 ♀♀; summa 237 ♂♂ och 123 ♀♀.

Leptura maculicornis: 33 ♂♂ 13 ♀♀; 17 ♂♂ 9 ♀♀; summa 50 ♂♂ och 22 ♀♀.

Leptura sanguinolenta: 11 ♂♂ och 7 ♀♀.

Leptura tabacicolor: 10 ♂♂ och 6 ♀♀.

Beträffande *L. rubra,* som endast sällan besöker blommor, ställde sig saken något annorlunda. Pålitliga resultat kunde här knappast vinnas på annat sätt än genom fångst av exemplar, som ännu funnos kvar på kläckningsplatserna. På tvenne hyggen uppe på Omberg undersöktes med mycket besvär samtliga stubbar, varvid alla barkflak måste brytas upp för att också få tag i under dem dolda individer. Fångstsiffrorna blevo: 12 ♂♂ 5 ♀♀; 64 ♂♂ 29 ♀♀; summa 76 ♂♂ 34 ♀♀. På ett tredje hygge med av denna arts larver orörda stubbar anträffades 7 ♂♂ och 20 ♀♀. Här pågick som bäst en invasion av befruktade ♀♀, som sökte nya äggläggningsplatser, och ♂♂ hade ännu ej i större antal hunnit följa efter. På blommande örter erhöllos däremot 23 ♂♂ 5 ♀♀. Hanarna sätta tydligen större värde än ♀♀ på pollen och honung. Inalles infångades på Omberg 106 ♂♂ och 59 ♀♀ av *L. rubra.*

Insamlingen av *S. melanura* ägde rum på sju väl begränsade lokaler och gällde i tre fall övernattande individer och i de övriga fallen exemplar, som i varmt och soligt väder skötte sina näringsoch fortplantningsbestyr. Överallt visade det sig, att ♂♂ i genomsnitt voro ungefär dubbelt så många som ♀♀. Liknande resultat vanns beträffande de fyra andra arterna. Även hos *Gaurotes virginea* och *Rhagium mordax* konstaterades, att ♂♂ voro talrikare än ♀♀. Det förefaller därför ganska antagligt, att samma gäller om alla blombockar.

Är nu detta stora överskott av ♂♂ nödvändigt för att säkerställa samtliga honors befruktning? Beträffande större arter med god flygförmåga tyckes så knappast vara fallet. Hos exempelvis *L. rubra* och *sanguinolenta* gynnas även könens sammanträffande, därigenom att ♂♂ och ♀♀ framkomma ungefär samtidigt och därför kunna finna varandra redan på kläckningsplatserna. Ett annat gynnsamt förhållande är hög frekvens. Sommaren 1924 träffades i Östergötland på 100 *S. melanura* endast 17 *L. maculicornis,* 2 *L. sanguinolenta,* 2 *L. tabacicolor* och 1 *Gaurotes virginea.* Hos

de båda förstnämnda ha ♂♂ tydligen större utsikter att nå sitt mål än hos de tre mer sparsamt och spritt förekommande arterna. Vid insamling av *S. melanura* erhölls en gång 27 %, en annan gång 52 % och vid ett tredje tillfälle 61 % av ♀♀ med var sin ♂ på ryggen. Även av *L. maculicornis* finner man mycket ofta kopulerande par.

Av i fångenskap hållna *S. melanura*, *L. maculicornis* och *rubra* kopulerade samma ♂ med flera ♀♀ och omvänt samma ♀ med flera ♂♂. Dylika undersökningar ute i naturen äro mera beviskraftiga, men mycket tidsödande. Jag har emellertid spridda iakttagelser över *S. melanura*, som visa, att dess ♂♂ och ♀♀ förhålla sig på samma sätt under naturliga förhållanden.

Av det sagda torde med bestämdhet ha framgått, att det hos många lepturiner finnes långt flera ♂♂ än som behövas för honornas befruktning. Man kunde då tycka, att den enklaste utvägen att hindra detta slöseri vore, att ♂♂ reducerades i antal. Naturen har emellertid valt ett annat sätt att ekonomisera med materialet: reduktion av hanarnas storlek i förhållande till ♀♀. Detta tyckes genomgående ha kommit till stånd på så sätt, att ♂♂ så att säga stannat i växten, medan ♀♀ ensamt utvecklats vidare till större dimensioner och i många fall också erhållit intensivare färger.

I regel ha de heterochroma arterna de relativt minsta ♂♂. Medan ♂♂ av dessa arter i det stora hela visa rätt konstant färgteckning, äro ♀♀ ytterst varierande i detta hänseende. Som exempel kan tagas *L. rubra*. Enligt REITTER (12, p. 16) är hjässan hos ♀ av denna art prydd med 2 små röda fläckar. JENSEN-HAARUP (7, p. 82) återigen uppgiver, att dessa fläckar endast »undertiden» äro för handen. Av 45 undersökta ♀♀ från Östergötland hade endast 17 fläckarna typiskt utbildade, hos 14 voro de påfallande stora eller helt små och svagt färgade eller också saknades ena fläcken. Återstående 14 exemplar hade helsvart huvud. Hos samma skalbaggshona är den röda halsskölden i fram- och bakkantens mittparti mycket ofta i större eller mindre utsträckning svartfärgad. Dylika föga konstanta egenskaper torde ej vara synnerligen gamla. Och så är väl ej heller fallet med översidans röda färg i sin helhet hos detta djur. Intressant är, att skenbenens och tarsernas färg står ungefär på gränsen mellan gult och rött, men är hos ♂ rent gul. Vill man jämföra närbesläktade arter, t. ex. *L. sanguinolenta* och *dubia* eller *S. bifasciata* och *melanura*, för att utröna, vilken i varje artpar är den primitivaste, kommer man lättast till målet, om de mindre förändrade ♂♂ användas som jämförelsematerial.

Vi övergå nu till lepturinernas blombesök och börja med sådana arter, som hålla på att övergiva blomnäringen. Att här citera den vidlyftiga litteraturen skulle taga allt för stort utrymme

i anspråk. I en del fall anföres dock inom parentes iakttagarens namn och året för uppgiftens publicering.

ADLERZ (1, p. 22, 30 och 233) omtalar i sin skalbaggsfauna, att den i södra och mellersta Sverige så vanliga *L. rubra* bildar ett märkligt undantag från övriga blombockar, då den »såvitt bekant, aldrig träffats på blommor!» Även i andra faunor och i NYA BREHM (14, p. 475) nämnes ingenting om denna skalbagges blombesök. I blombiologiska arbeten finnas däremot rätt många uppgifter, vilka här sammanställas. Finland: *Ulmaria pentapetala* (POPPIUS, 1903). — Tyskland: *Achillæa millefolium* (H. MÜLLER, 1873; LOEW, 1890); *Chrysanthemum Leucanthemum, Cirsium arvense, Galium silvaticum* och *Mentha aquatica* (H. MÜLLER, 1882); *Anethum graveolens* (LOEW, 1890); *Astrantia major* och *Daucus carota* (M. BACHMANN, 1912); *Heracleum spondylium* (BUDDEBERG, 1878; LOEW, 1890); *Libanotis montana* (RIEBER, 1892). — Schweiz: *H. spondylium* (H. MÜLLER, 1881). DOFLEIN (6, II, p. 98) avbildar *L. rubra* i färd med att slicka honung på *Heracleum*; bilden uppgives vara »Orig. nach der Natur».

Min första iakttagelse över *L. rubra* gjordes vid Borghamn i Östergötland i mitten av augusti 1923. På en skogsäng sägs en ♂ i färd med att förtära pollen och delvis även ståndare av älggräs, men flög snart över till *Angelica* för att slicka honung. Vid en mikroskopisk undersökning av innehållet i matsmältningskanalen anträffades pollen dels av de båda nämnda örterna och dels av *Leontodon autumnalis*. Året därpå var *L. rubra* ytterst allmän i barrskogarna på och nedom Omberg och insamlades då på följande blommor. *Achillæa millefolium:* 1 ♂, *Cirsium arvense:* 3 ♂♂, *Centaurea Scabiosa:* 1 ♂, *Knautia arvensis:* 1 ♀, *Aegopodium podagraria:* 3 ♂♂, *Angelica silvestris:* 1 ♂, *Daucus carota:* 1 övernattande ♂, *Pimpinella Saxifraga:* 2 ♂♂, *Ulmaria pentapetala:* 6 ♂♂ 2 ♀♀ pollenätande, 4 ♂♂ 1 ♀ övernattande, ett par i kopulation.

Det gällde nu att utreda, i vilken utsträckning blombesöken ägde rum. På hyggena var det en relativt lätt sak att uppskatta antalet icke-blombesökande exemplar, svårare ställde sig saken i växande skog. Ett tiotal sådana beräkningar gåvo till resultat, att högst 10 % av *L. rubra*-individerna någonsin besöka blommor. Arten står således i begrepp att helt ändra levnadsvanor och torde förmodligen förhålla sig något olika i olika trakter.

ADLERZ (1, p. 228) räknar *Oxymirus cursor* till »de egentliga blombockarna, vilka övervägande tillbringa sitt liv — — — i de frömjölsrikare blommorna». Detta är med all säkerhet ett misstag, ty i litteraturen finnas endast tvenne uppgifter om artens blombesök. *Anthriscus silvestris:* Finland (POPPIUS, 1903) och Tyrolen (LOEW, 1890).

Om *Rhagium* uppgiver THOMSON (15, p. 50), att »arterna af detta släkte — — — träffas på trädstammar, sällan på blommor». Och ADLERZ (1, p. 228) framhåller beträffande *R. mordax*, att den besöker blommor oftare än de andra arterna. Alla andra författare omnämna endast *R. mordax* såsom blombesökare, och *R. bifasciatum* och *Rhamnusium bicolor* ha ännu aldrig träffats på blommor. Enligt beräkningar gjorda i Östergötland under tvenne somrar uppgår antalet blombesökande exemplar av *R. mordax* till bortåt 10 %.

Även *Necydalis major* torde i det allra närmaste ha övergivit pollen och honung trots ADLERZ' (1, p. 227) försäkran, att den »under solvarma dagar träffas på blommor».

Alla de nämnda blombockarna ha alltså i större eller mindre grad övergått till ett för deras samsläktingar främmande levnadssätt och få därför räknas till de yngsta skotten på lepturinstammen. För denna tydning talar även deras betydande storlek och beträffande de flesta också den utpräglade könsdimorfismen. *L. rubra* och *Oxymirus* vistas mestadels inne i stora, sammanhängande granskogar och tallhedar, där blommor äro fåtaliga eller saknas. Ett liknande levnadssätt har väl även förts av *Rhagium*-gruppens förfäder.

En gemensam och systematiskt viktig karaktär för *Oxymirus, Rhamnusium, Rhagium* och *Necydalis* är antennernas ställning mellan ögonen och något högre upp på pannan än hos närstående släkten. Denna egendomlighet torde betingas av huvudets mindre rörlighet och mer lutande ställning hos de sällan eller aldrig blombesökande lepturinerna. I ännu mera utpräglad form återfinnes samma karaktär hos cerambyciner, av vilka det stora flertalet endast sällan vistas på blommor, samt hos lamiiner, vilka i stort sett aldrig förtära blomnäring. Hos *Cortodera, Leptura* och *Strangalia* betingas däremot antennernas ställning av helt andra orsaker, såsom längre fram skall visas.

Acmæops och *Gaurotes* med uteslutande små och homochroma arter, vilka därjämte utmärkas genom relativt ursprunglig antennställning och hela ögon, äro utan tvivel de primitivaste bland de europeiska blombockarna. Närmare studerade i blombiologiskt hänseende äro endast *A. collaris, A. pratensis* och *G. virginea*. Sin huvudsakliga föda hämta dessa på umbellater och spiræa, vilka besökas i ungefär lika utsträckning. Mindre ofta finner man dem på compositeer, där såväl pollen som ståndare förtäras.

Släktet *Evodinus* står i morfologiskt avseende så nära *Gaurotes* och *Acmæops*, att det knappast förtjänar att skiljas från dessa. Åtminstone de tre nord- och mellaneuropeiska *Evodinus*-arterna avvika emellertid ganska skarpt från närstående släkten, därigenom att de i första hand förtära pollen och ståndare. De träffas därför på de mest olikartade blommor: *Trollius*, *Epilobium angustifolium*,

rosaceer, compositeer, umbellater, *Geranium silvaticum*, *Helianthemum*, *Polemonium* och *Polygonum bistorta*. *E. interrogationis* ådagalägger därtill vid sina blombesök en intelligens, som erinrar om högt stående *Leptura*- och *Strangalia*-arter. Både i Alperna och ryska Karelen har man sålunda iakttagit talrika individer, som trängde in i *Trollius*-blommor, fastän ståndarna här äro dolda av de tätt hopslutna hyllebladen.

Från *Evodinus* eller närstående former kunna både *Pachyta* och *Stenochorus* härledas. Arterna inom båda dessa senare släkten ha helt återgått till samma blomval, som vi funnit vara utmärkande för *Acmæops* och *Gaurotes*. Trots sitt ändrade levnadssätt ha *Pachyta*-arterna bibehållit samma klumpiga kroppsform som sina pollenälskande förfäder, medan man hos *Stenochorus* med dess smärta, långsträckta kroppsform och förlängda bakben kan spåra en tydlig anpassning för snabbare och mera effektiva blombesök. Av särskilt intresse är byggnaden av skenbenets nedre ända hos bakbenen av *Stenochorus*, varigenom åstadkommes, att den förlängda första fotleden bildar en trubbig vinkel med skenbenets utsida, så att djuret endast trampar på de två följande lederna. Samma egendomlighet återfinnes oförändrad hos *Acimerus* och i starkt reducerad form hos *Oxymirus*.

Medan *Acimerus Schäfferi* utbildat sig till en tung och ovig specialist på vindpollen och aldrig visar sig på insektblommor, ha *Oxymirus*, *Rhamnusium* och *Rhagium* i det närmaste eller helt övergivit blomnäring Den nära frändskapen mellan dessa tre släkten ådagalägges kanske tydligast vid en jämförelse mellan deras larver, såsom framgår av bilder och text hos HENRIKSEN (7, p. 104—105). Sista ledet i utvecklingskedjan bildas av *R. inquisitor*, vars larver i regel äro utan ögon samt sakna kitintagg på nionde bakkroppsleden.

Inom gruppen *Stenochorina* tyckes utvecklingen ha följt en någorlunda rät linje från *Acmæops* över *Evodinus*, *Stenochorus* och *Oxymirus* till *Rhagium*, under det att *Pidonia*, *Pachyta* och *Acimerus* representera unga och föga förändrade sidoskott.

Övergången från *Acmæops* till *Leptura* förmedlas genom *Cortodera*. *C. femorata* och *humeralis* träffas aldrig på insektblommor, utan förtära endast ek- och barrträdspollen. Medan *Acimerus* är ett helt ungt släkte med en enda art, som ännu föga hunnit anpassa sig för livet uppe i trädkronorna, är förhållandet annorlunda med det artrika och säkerligen gamla *Cortodera*. Hos detta senare släkte är prothorax starkt förkortad, såsom ofta brukar vara fallet hos goda flygare bland skalbaggarna, exempelvis hos *Strangalia revestita*. Då vindblommor äro luktlösa, kräves god syn vid deras uppsökande. Ögonen hos *Cortodera* äro också starkt förstorade i förhållande till det lilla huvudet, så att kinderna nästan helt för-

svunnit. Till följd av ögonens utbredning nedemot mandiblernas bas komma antennerna att sitta fästade mellan ögonens främre del.

Från *Cortodera* till *Grammoptera* är avståndet ej långt varken i morfologiskt eller biologiskt hänseende. *G. (Leptura) ustulata* uppsöker sålunda även ekpollen, men visar sig också på blommande hagtorn. *G. (L.) ruficornis* har däremot helt övergivit vindpollen och håller sig mest till blommor av vedartade rosaceer (hagtorn, oxel, rönn, hägg, *Rosa* och odlade spiræabuskar) och uppsöker dessutom umbellater. Den träffas stundom högt uppe i kronorna av exempelvis blommande gamla oxlar.

Alosterna (L.) tabacicolor hämtar sin föda i blommor av ved- och örtartade rosaceer och umbellater, men träffas ibland också på rölleka och *Knautia arvensis*. Alla ♀♀ av denna art, som jag undersökt, ha långt bättre utvecklade kinder än ♂♂. *A. tabacicolor* bildar härigenom en tydlig övergång från *Grammoptera* till de egentliga *Leptura*-arterna. Det saknar ej sitt intresse, att det även hos *tabacicolor* är ♀♀, som gå i spetsen för utvecklingen.

Bland smärre lepturer äro endast *L. livida* och *maculicornis* noggrant studerade av blombiologerna. Utmärkande för båda är deras starka dragning till compositeer (prästkrage, rölleka, tistlar) och *Knautia*. Av 134 exemplar av *L. maculicornis*, som fångades i Östergötland och Skåne, träffades 33 % på umbellater, 32 % på rosaceer, 23 % på korgväxter och 4 % på *Knautia*. Prothorax är hos *L. livida* ungefär kulformad, hos *L. maculicornis* och andra arter klocklik och framtill avsmalnande; alla egentliga lepturer äga väl utvecklade kinder. Dessa egendomligheter få tydas som anpassningar, vilka sätta dessa små blombockar i stånd att tränga ned till honungen i compositeernas rör- eller trattlika blomkronor. Ty det är huvudsakligen för honungens skull de besöka korgväxter och *Knautia*.

Långt ifrån alla lepturer visa emellertid samma blomval som de båda nämnda små arterna. *L. cerambyciformis, virens, sanguinolenta* och *dubia* träffas nämligen på umbellater och rosaceer och besöka endast mera sällan compositeer och då mest för pollenets skull. Genom storlek, heterochromi eller från den allmänna typen avvikande färgteckning visa sig dessa fyra arter vara yngre former än *L. livida* och *maculicornis*. Även *L. rubra*, som håller på att helt övergiva blomnäring, finner man mest på umbellater och spiræa.

Strangalia torde av allt att döma leda sitt ursprung från smärre lepturer av *maculicornis*-typ. Bland mer primitiva strangalier äro *S. nigra, bifasciata* och i synnerhet *melanura* de bäst kända. I Östergötland insamlades i början av augusti 1924 inalles 360 exemplar av *S. melanura*. Av dessa träffades 8 % på umbellater, 16 % på rosaceer, 63 % på compositeer och 11 % på *Knautia*. En

sammanställning av dels mina egna, tidigare undersökningar och dels av alla uppgifter i litteraturen gav till resultat, att *S. melanura*, som är Europas allmännaste och för växternas pollinering viktigaste blombock, hämtar ungefär 40 % av sin föda på korgväxter (i första hand rölleka och prästkrage med korta och tistlar med vida blomkronor) samt på *Knautia* och *Jasione*.

Liksom inom släktet *Leptura* betecknar även hos *Strangalia* tilltagande storlek en markerad tillbakagång i blomskicklighet. *S. maculata* med lång och *quadrifasciata* med förkortad prothorax utmärka olika stadier i denna fortskridande tillbakagång. Båda uppsöka endast mera sällan compositeer och då för att förtära pollen och avbeta ståndare och andra späda växtdelar.

Det återstår nu endast en, men rätt svårtydd form, *Typocerus attenuatus*. Den besöker gärna compositeer för att njuta av honung och pollen, och redan H. MÜLLER omtalar, att den förmår tränga ned till bottnen av *Knautias* 4—6 mm. långa blomkronor. I blomskicklighet står den emellertid avsevärt tillbaka för *S. melanura*. Den smärta, långsträckta kroppsformen i förening med rätt ansenlig storlek och täckvingarnas bandning av svart och gult, vartill kommer tredje fotledens beskaffenhet, torde knappast kunna tolkas på annat sätt, än att en nyanpassning för korgväxter här ägt rum. Den måste därför anses härstamma från former med kroppsform och blomval av *S. maculata*-typ. *T. attenuatus* utgör ett sibiriskt element i den europeiska faunan, och dess närmare släktingar möta först i nordöstra Asien och i Nordamerika, som sedan gammalt är bekant för sin rikedom på korgväxter.

Medan långa kinder och relativt smal prothorax äro ursprungliga karaktärer inom gruppen *Stenochorina*, som ärvts från dess förfäder, försvinna dessa båda egenskaper hos *Cortodera* för att först så småningom — och beträffande prothorax i något förändrad form — åter framväxa hos *Leptura* och här såsom anpassningar för att nå honungen i bottnen av korgväxternas smala blomkronor. I samband med åter igen ändrat blomval och tillbakagång i skicklighet att uppsöka dold honung, förkortas prothorax igen på nytt hos vissa lepturer och strangalier. Längst når förändringen hos exempelvis *L. cerambyciformis*, *S. aurulenta* och *quadrifasciata*.[1] Synnerligen märkligt förhåller sig *T. attenuatus*, som representerar en sen nyanpassning för compositeblommor.

Den i det föregående lämnade detaljerade utredningen torde visa, att samma ändringar i blomval ägt rum upprepade gånger och inom olika släkten och under olika tider. Anpassning för ett nytt näringsfång, återgång till det gamla levnadssättet, nyanpass-

---

[1] Hos *S. revestita* torde prothorax' starka förkortning i första hand sättas i samband med ökad flygförmåga, om också blomvalet möjligen medverkat.

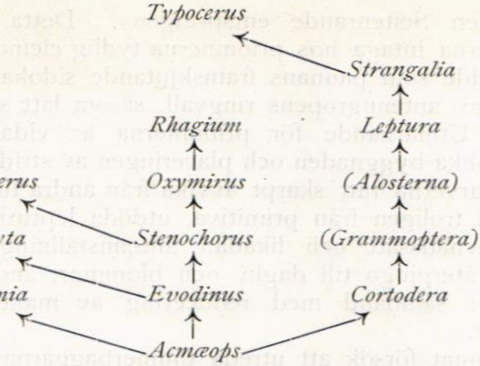
ning igen o. s. v. avlösa varandra i tröttande enformighet och förlöpa än långsamt och liksom famlande än i mera rask takt. Resultatet blir en långt driven uppdelning i släkten och undersläkten, varjämte individmaterialet splittras i ett otal arter, som till god del föra ett nära nog identiskt levnadssätt, d. v. s. flera arter, som dock alla äro av olika ursprung, kunna upptaga samma plats i naturens hushållning.

Övergång från löv- till barrträd såsom yngelträd medför ofta, att blomnäring långsamt övergives. Denna nya vana kan, åtminstone i vissa fall, bibehållas vid återgång till lövträd. Uppdelning i släkten och undersläkten betingas i detta fall uteslutande genom växlingar i valet av yngelträd. Lätt påvisbara äro dessa nära nog rytmiska omkastningar inom *Oxymirus-Rhagium*-gruppen: *Stenochorus* (lövträd) → *Oxymirus* (barrträd) → *Rhamnusium* (lövträd) → *Rhagium bifasciatum* (barrträd, sällan lövträd) → *R. [Megarhagium] mordax* (lövträd, sällan barrträd) → *R. [Harpium] inquisitor* (barrträd). Från *Stenochorus* till *Rhagium* förlöper utvecklingen i nära nog rak linje, som ej heller brytes inom detta senare släkte. Dock får man naturligtvis ej härleda de tre här anförda *Rhagium*-arterna, utan de artgrupper eller undersläkten, de tillhöra, från varandra. Den äldsta och närmast *Rhamnusium* stående arttypen representeras sålunda av *R. bifasciatum*, den yngsta av *R. inquisitor*.

Till den biologiska isoleringen genom växlande val av blommor och yngelträd kommer så den geografiska, och därtill vandringar och geografisk isolering på nytt. Oftast tyckes den biologiska och geografiska isoleringen arbeta hand i hand på så sätt, att den förra som slutprodukt skapar släkten och undersläkten, den senare arter.

Hos *Gaurotes* och alla högre utvecklade släkten inom *Stenochorina* äro sidorna av prothorax utbuktade till knölar eller taggar för att tjäna till muskelfästen. Inom *Lepturina* träffas motsvarande bildningar först hos *Strangalia* och äro här bakåtriktade och utgå från basen av prothorax, tydligen för att ej utgöra hinder vid inträngande i blommor av compositeer och *Knautia*. Endast hos *S. maculata*, som sällan eller aldrig söker honung i dylika blommor, finner man utbuktningar även på sidorna av prothorax.

Lepturinernas inbördes släktskap åskådliggöres genom nedanstående schema, som dock endast upptager sådana släkten, som äro mera kända i blombiologiskt hänseende. *Gaurotes* förenas här med *Acmæops*, och *Rhamnusium* med *Rhagium*. *Grammoptera* och *Alosterna* förtjäna väl knappast att hållas i sär från *Leptura*.



Vilka utgöra nu förfäderna till *Acmæops* och därmed till åtminstone alla närmare kända blombockar? På den frågan ha redan flera svar lämnats. Oftast söker man härleda timmerbaggarna i sin helhet från rörbaggar eller orsodacniner. HANDLIRSCH (5, p. 1279) återigen anser, att vissa orsodacniners likhet med cerambycider endast beror på konvergens.

Vid granskning av de europeiska orsodacninerna för att uppspåra primitiva karaktärer fann jag till min förvåning, att antennerna hos *Orsodacne* visade, vad jag skulle vilja kalla »carabidställning», d. v. s. antennerna sitta mellan ögon och mandibler och under pannans utplattade sidokant.[1] För detta släkte tillkommer därjämte en biologisk egendomlighet av fylogenetisk betydelse. Hithörande arter äro nämligen regelrätta blombesökare och ej endast dystroper, d. v. s. blomförstörare, såsom enstaka andra chrysomelider. *O. cerasi* söker sålunda honung och pollen på rosaceer (hagtorn, hägg, slån, rönn) och umbellater, under det den nordamerikanska *O. atra* är funnen på *Cornus, Prunus, Salix, Saxifraga* och *Smilax*.

Det långa avståndet mellan *Orsodacne* och *Acmæops* utfylles i viss mån av prioninerna. Redan KOLBE (14, p. 472) räknade dessa skalbaggar såsom »Urböcke», emedan antennerna hos dem »noch nicht wie bei den übrigen Arten an der Stirn, sondern unter deren

[1] »Cicindelaställning» återigen uppkommer, när antennerna trängas ut från kinderna genom ögonens förskjutning ned mot mandiblernas bas. Den är kombinerad med bred panna, stora ögon och kinder, som äro smalare än antenngropen jämte omgivande ringvall. Denna antennplacering kan i sin tur övergå i »donaciaställning» — exempelvis hos *Donacia* och *Acmæops* — därigenom att pannans bredd minskas, varav följer, att antenner och ögon var för sig närma sig varandra. Donaciaställningen kombineras därför med relativt smal panna, måttligt stora ögon och långa kinder. Pannans bredd sammanhänger, som bekant, med utvecklingen av mandiblernas muskulatur. Förstorade muskelfästen kunna dock även erhållas genom invikning längs pannans mittlinje. Bland orsodacninerna utmärkas *Syneta* och *Zeugophora,* som båda äro bladätare, genom antennernas cicindelaställning.

vorstehenden Seitenrande entspringen». Detta är dock oriktigt, ty antennerna intaga hos prioninerna tydlig cicindelaställning. Vad KOLBE tydde som pannans framskjutande sidokant, är endast översta delen av antenngropens ringvall, såsom lätt ses, om antennerna avbrytas. Utmärkande för prioninerna är vidare frånvaron eller den helt olika byggnaden och placeringen av stridulationsapparaten, varjämte larverna rätt skarpt avvika från andra timmerbaggars. De härstamma troligen från primitiva, utdöda lepturiner med likaledes nattligt levnadssätt och likadan antennställning. När dessa små lepturiner återgingo till dagliv och blommor, ändrades antennernas placering i samband med reducering av mandiblerna och deras muskulatur.

Ett annat försök att utreda timmerbaggarnas fylogeni gjordes av HERMANN MÜLLER (9, p. 32—33). Enligt hans mening äro lamiinerna, som han aldrig funnit på blommor, de primitivaste. Från dessa härstamma cerambycinerna, vilka endast äro mera tillfälliga blombesökare, under det att lepturinerna skulle utgöra den yngsta och för blomnäring bäst anpassade grenen. MÜLLERS teori accepteras utan invändning av alla senare författare, exempelvis LOEW, KNUTH (8, I, p. 221—222) och DOFLEIN (6, II, p. 103).

Både i Europa, Nordamerika, Sydafrika och Nya Zeeland har man fångat cerambyciner på blommor. Endast relativt få av dem äro dock mera yrkesmässiga blombesökare. Det stora flertalet träffas däremot endast mera undantagsvis och tillfälligt på blommor, och för många vanliga och vitt spridda cerambyciner — exempelvis *Asemum* och *Spondylis* — föreligga inga som helst uppgifter och kunna knappast väntas vid fortsatta undersökningar. Deras blomval är rätt begränsat. Mest söka de honung och pollen på rosaceer och umbellater, men besöka stundom compositeer för pollenets skull. De förhålla sig således på samma sätt som *Acmæops*. De flitigaste blombesökarna utgöras av *Caenoptera, Stenopterus, Clytus* (incl. härur utbrutna släkten) och *Cerambyx Scopolii*. Endast hos *Stenopterus* kan man möjligen i den smala om *Stenochorus* erinrande kroppsformen se en anpassning för blombesöken.

En rätt primitiv form representeras sannolikt av det artfattiga släktet *Spondylis*, hos vilket antennerna liksom hos prioninerna intaga cicindelaställning. Antennernas korthet delar den däremot med andra timmerbaggar, som föra ett liknande levnadssätt, t. ex. *Rhagium*, och får ej tydas som en ursprunglig karaktär. Ögonen tyckas antyda, att *Spondylis* härstammar från nattdjur.

Cerambycinernas ursprung torde sökas i primitiva, utdöda lepturiner med nattliga vanor, och gruppen är säkerligen något yngre än prioninerna. De flitigaste blombesökarna torde åtminstone i regel utgöras av jämförelsevis unga former.

Medan intresset för blomnäring håller på att långsamt utslockna

hos cerambycinerna och endast hos några få släkten åter väckts till nytt liv, ha lamiinerna nästan helt och hållet vänt sig till andra näringskällor eller intaga ingen föda såsom imagines. Endast följande tre arter äro med full säkerhet kända såsom blombesökare: *Tetrops præusta* (rosaceer och umbellater), *Phytoecia cylindrica* (umbellater) och *P. nigricornis (Euphorbia)*.

Som ett försök till tydning kan man möjligen framkasta den hypotesen, att lamiinerna ursprungligen voro steppdjur i likhet med *Dorcadion*. Under alla förhållanden måste deras uppkomst ur ej allt för primitiva cerambyciner ha förorsakats av en genomgripande förändring i levnadssättet, som haft till följd, att honung och pollen helt övergåvos. *Tetrops'* och *Phytoecias* övergång till blomnäring är utan tvivel av mycket sent datum.

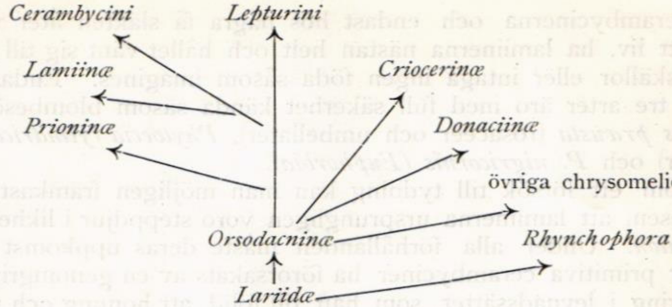
Ett alldeles särskilt intresse erbjuda fröbaggarna, hos vilka antennernas carabidställning sedan gammalt är bekant. Både i Europa och Nordamerika träffas de regelbundet och ofta i mängd på de mest olikartade blommor, dock oftast på compositeer, umbellater och rosaceer. De äro ännu mera än *Orsodacne* bundna vid blommor, då de kort efter kläckningen fotlösa larverna leva i leguminosfrön. Endast till dylika små primitiva skalbaggar torde man kunna förlägga uppkomsten av fytofagfoten, som ju i sig innebär en samtidig reduktion av fjärde fotleden på alla fötterna.

De livliga, raskt krypande och flygande fröbaggarnas förfäder utgjordes sannolikt av små rovskalbaggar, som besökte blommor på jakt efter byte.[1] De lärde sig snart sätta värde på honung för att efter hand övergå även till pollenförtäring. Till slut lades också äggen i blommorna, och larverna levde säkerligen till en början fritt i blommorna och behöllo fötterna under hela livet — lariiderna äro utan tvivel äldre än leguminoserna. Genom denna fullständiga övergång till ett fytofagt levnadssätt öppnades ett nytt och ännu av konkurrenter föga upptaget verkningsfält, vilket hastigt gav upphov till en rik formbildning och specialisering i olika riktningar. Alla större fytofaggrupper torde ha utdifferentierats redan i början av kritperioden. HANDLIRSCH (5, p. 1279) vill t. o. m. förlägga uppkomsten av frö- och snytbaggar till gränsen mellan jura- och kritperioden, under det att cerambycider och chrysomelider skulle vara ännu äldre. Angiospermer uppträda dock med säkerhet först i början av kritperioden, och äldre än dessa kunna växtbaggarna ej vara.

Såsom en sammanfattning av i denna uppsats framställda åsikter om fytofagernas utveckling och inbördes släktskap lämnas följande schema.

---

[1] Redan HERMANN MÜLLER (11, p. 211 och 262) framhåller, att blombesökare, som härstamma från rovinsekter, visa ett helt annat temperament än avkomlingar från växtätare.



Viktigare litteratur.

1. ADLERZ, GOTTFRID, Svenska skalbaggar. Stockholm 1916.

2—4. AURIVILLIUS, CHR., Växtbaggar. Svensk insektfauna. Uppsala 1917. — Cerambycinæ, Lamiinæ I. Coleopt. Catalogus, 39, 73. Berlin 1912, 1921.

5. HANDLIRSCH, ANTON, Die fossilen Insekten. Leipzig 1908.

6. HESSE, RICHARD und DOFLEIN, FRANZ, Tierbau und Tierleben, I—II. Leipzig und Berlin 1910—1914.

7. JENSEN-HAARUP, A. C., Træbukke. Danmarks fauna, 16. København 1914.

8. KNUTH, PAUL, Handbuch der Blütenbiologie, I—V. Leipzig 1898—1905.

9—11. MÜLLER, HERMANN, Die Befruchtung der Blumen durch Insekten. Leipzig 1873. — Alpenblumen. Leipzig 1881. — Die Entwickelung der Blumenthätigkeit der Insekten. Kosmos, 9, 1881.

12. REITTER, EDM., Die Käfer des Deutschen Reiches, IV. Stuttgart 1912.

13. SEIDLITZ, GEORG, Die Käfer der deutschen Ostseeprov. Russlands, 2. Aufl. Königsberg 1891.

14. Z. STRASSEN, OTTO, Insekten. Brehms Tierleben, 2. Leipzig und Wien 1915.

15. THOMSON, C. G., Skandinaviens Coleoptera, VIII. Lund 1866.